第 37 卷第 5 期 生 态 学 报 Vol.37,No.5
2017 年 3 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Mar.,2017

DOI: 10.5846/stxb201509231958
张喆, 王晓红, 巩秀玉, 刘永, 廖秀丽, 蔡文贵, 黄洪辉.南海北部海域春季浮游细菌和病毒空间分布及其影响因素.生态学报,2017,37(5):1639-1649.
Zhang Z, Wang X H, Gong X Y, Liu Y, Liao X L, Cai W G, Huang H H.Ecological distribution of bacterioplankton and virioplankton in the north of South China Sea in spring.Acta Ecologica Sinica,2017,37(5):1639-1649.

南海北部海域春季浮游细菌和病毒空间分布及其影响因素

张 喆[1,3,4], 王晓红[2], 巩秀玉[1,3,4], 刘 永[1,3,4], 廖秀丽[1,3,4], 蔡文贵[1,3,4], 黄洪辉[1,3,4,*]
1 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广州 510300
2 中山大学生命科学学院生物学实验教学中心, 广州 510275
3 广东省渔业生态环境重点实验室, 广州 510300
4 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广州 510300

摘要:应用流式细胞检测技术测定了 2014 年春季南海北部海域浮游细菌和病毒丰度,研究了其水平和垂直分布特征并对其与环境因子的相关性进行了分析。结果表明,调查海区浮游细菌和病毒丰度分别介于 1.28×10^4—9.96×10^5 个/mL 和 4.69×10^5—5.39×10^7 个/mL 之间,二者丰度随水深的增加基本呈现逐渐下降的趋势,而水平分布趋势不明显。浮游细菌和病毒丰度与温度、pH 和溶解氧显著正相关,与水深、盐度、活性磷酸盐、硅酸盐、硝酸盐和总氮则呈显著负相关关系($P<0.01$),说明该海域细菌和病毒数量受到上述环境因子的共同调控。分析浮游细菌和病毒的相互关系发现,VBR(Virus to bacteria ratio)平均 32.23,最小值位于 S11 站位 25m 层,最大值则位于 S7 站位 75m 层,分别为 4.80 和 264.63,VBR 值小于 100 的站位占到调查站位总数的 95.6%。VBR 值除与细菌呈显著负相关关系外($P<0.01$),与其它环境因子相关性不明显($P>0.05$),说明该海区细菌是病毒的主要寄主,病毒可能主要是以噬菌体的状态存在。

关键词: 微食物环;浮游病毒;浮游细菌;南海

Ecological distribution of bacterioplankton and virioplankton in the north of South China Sea in spring

ZHANG Zhe[1,3,4], WANG Xiaohong[2], GONG Xiuyu[1,3,4], LIU Yong[1,3,4], LIAO Xiuli[1,3,4], CAI Wengui[1,3,4], HUANG Honghui[1,3,4,*]
1 *South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou* 510300, *China*
2 *Teaching Center of Biology Experiment, School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou* 510275, *China*
3 *Key Laboratory for Fishery Eco-Environment, Guangdong Province, Guangzhou* 510300, *China*
4 *Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture, P. R. China, Guangzhou* 510300, *China*

Abstract: According to the concept of Microbial Loop, bacteria and virus play important role in organic matter recycling and energy flowing in marine ecosystem, and meanwhile influence many biogeochemical and ecological processes. Marine bacterial and viral ecology has become hotspot in current studies. The South China Sea (SCS) is one of the largest marginal seas in Northwest Pacific, and has already been proved to be oligotrophic. The SCS has attracted great attention due to its economic and strategic importance in recent years. Although the abundance and diversity of bacterioplankton in coastal

基金项目:农业部财政重大专项项目(NFZX2013);广东省科技计划项目(2013B021100014)
收稿日期:2015-09-23; **网络出版日期**:2016-07-13
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: huanghh@ scsfri.ac.cn

waters and northern upwelling regions of SCS are well documented, little is known about bacterioplankton and virioplankton distribution in the central and northern area, especially the area near 18°N in SCS, and further investigations should be carried on to study the ecological functions of microbes in this region. In order to study the ecological distribution and function of bacteria and virus in this area, a cruise was conducted during Spring 2014 and water samples were collected from 27 stations. Water column at each station was divided into five layers, which were 5, 25, 75, 150 and 200 m layers respectively. Water samples were collected by Niskin bottles, fixed with glutaraldehyde and stored at liquid nitrogen immediately. Bacterioplankton and virioplankton abundances at different water layers and stations were measured by flow cytometry method. Horizontal and vertical distribution and its correlation with environmental variables, such as temperature, depth, salinity, dissolved oxygen, chlorophyll a and inorganic nutrients were also analyzed. The results showed that the bacterioplankton and virioplankton abundances in the upper 200 m of the water column were 1.28×10^4—9.96×10^5 cells/mL and 4.69×10^5—5.39×10^7 cells/mL, respectively. Their abundances were similar to the results in other oligotrophic oceans and lower than that of the coastal areas. With the increase in water depth, the abundances of both bacterioplankton and virioplankton decreased gradually in the vertical direction and in correlation with the euphotic layer, but no significant distribution pattern was detected in the horizontal direction. The variation in bacterioplankton and virioplankton abundance was significantly correlated with water temperature, pH, and dissolved oxygen, but negatively correlated with water depth, salinity, active phosphorus, silicate, nitrate, and total nitrogen ($P < 0.01$). We conclude that bacterioplankton and virioplankton abundances were regulated by multiple environmental factors. Virus-to-bacteria ratio (VBR) reflects the relationship between bacteria and virus. The average VBR in this region was 32.23. The maximum value was 264.63 and it was observed at the 75 m layer of S7 station. The minimum value was 4.80 and it was detected at the 25 m layer of S11 station. A VBR value lower than 100 was detected in 95.6% of the stations. No significant correlation was found between VBR and environmental variables ($P > 0.05$), however, a significant negative correlation was observed between bacterioplankton and VBR ($P<0.01$). A strong correlation between bacterioplankton and virioplankton was detected ($P<0.01$), indicating that bacterioplankton is probably the main host of virioplankton, and the virioplankton probably mainly existed in the form of bacteriophage. Relationships between organic carbon and bacterioplankton need to be further studied in order to illuminate growth and decline mechanism of microbes in SCS.

Key Words: microbial food loop; virioplankton; bacterioplankton; South China Sea

Azam[1] 1983 年提出海洋微生物环(或微生物食物环)的概念,引起国内外学者的广泛关注。研究表明,海洋浮游细菌和病毒不仅生物量巨大[2-3],且在海洋生态系统能量流动、物质循环和维持海洋生物多样性[4-6]中发挥着重要的作用。研究海洋浮游细菌和病毒的分布特征及其影响因素,对深入了解其在海洋生态系统中的功能具有重要意义[7]。南海(South China Sea, SCS)临近西太平洋暖池区,是世界第二大内陆海和亚洲三大边缘海之一,不仅蕴藏着丰富的生物资源,而且具有重要的战略地位[8-9]。因南海具有水温高、贫营养和浮游生物占主导地位等特点,微生物环可能是促进其碳循环和能量流动的主要途径[10],因此开展南海微生物环的相关研究具有重要意义。目前有关南海微生物方面的研究,大多集中在沉积物微生物多样性[11-12]和细菌生产力[13]等方面,围绕南海北部海域浮游细菌和病毒生态分布特征的研究较少;其次研究区域大多位于南海北部上升流区域,而 18°N 线以南海域浮游病毒生态分布的大范围调查研究尚未见公开报道。本文通过分析 2014 年春季南海北部海域浮游细菌和病毒丰度及其与环境因子的关系,旨在对以下问题进行初步了解:(1)南海北部海域浮游细菌和病毒的水平及垂直分布特征如何?(2)上述分布特征受到何种因素的影响?(3)该分布特征及其影响因子与其他海域比较有何异同?通过对上述问题的回答,为深入研究南海微食物环的功能提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　调查区域概况

调查于 2014 年 3—4 月由中国水产科学研究院南海水产研究所“南锋号”调查船执行,调查海域为南海中西沙群岛及附近海域(12°30′—17°30′N,110°0′—118°30′E),自北向南设置 6 个断面,每个断面 2—6 个站位,共计 27 个采样站位(图 1),各站位水深介于 222.0—4352.0 m 之间。

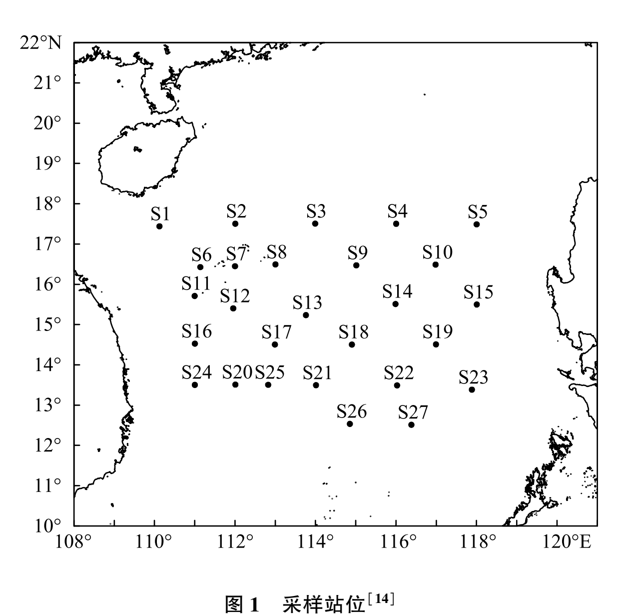


图 1　采样站位[14]

Fig.1　Sampling Stations

1.2　研究方法

1.2.1　样品采集

使用尼斯金采样瓶(Niskin bottle)采集各站位水样,采样水层分别为 5、25、75、150、200 m,样品采集后经 0.45 μm 孔径、47 mm 直径的 GF/F 玻璃纤维滤膜过滤,取过滤后的水样 20 mL 立即加入终浓度为 0.5%戊二醛溶液,室温条件下避光固定 30 min 后放入液氮速冻,后于-80℃冰箱保存直至分析。

1.2.2　样品分析

应用流式细胞仪对浮游细菌和病毒进行计数,具体方法参照文献[15]进行。样品由-80℃冰箱取出后,于 37℃水浴锅中融化,将融化的水样分别经 0.22 μm 和0.02 μm滤膜过滤,将 3 份水样进行稀释后,各取 1 mL 加入终浓度为 1×10^{-5}SYBR Green I(Sigma)后于 80℃避光染色 10 min,加入 1.0 μm 荧光微球(Polysciences)作为内参,样品于流式细胞仪进行荧光信号采集分析(FACSCalibur,Becton-Dickson)。

采样各水层温度、盐度由海鸟 911 型 CTD(Sea-Bird Electronics)直接测出,pH、溶解氧、叶绿素 a 和营养盐数据由中国水产科学研究院南海水产研究所渔业环境研究室提供,测定方法参照《海洋调查规范》[16]。

1.3　数据处理与分析

运用 SPSS 13.0 软件 Correlate 程序对浮游细菌、病毒丰度与环境因子之间的相关性进行分析;分别使用 Surfer 8.0 和 Sigmaplot 11.0 软件对浮游细菌和病毒丰度的水平和垂直分布作图;其他数据处理均通过 Excel 完成。

2　结果与分析

2.1　浮游细菌的水平和垂直分布

图 2 所示为南海北部海域 2014 年春季不同水层浮游细菌丰度分布情况。本次调查海域浮游细菌丰度介于 1.28×10^4—9.96×10^5个/mL,平均$(4.86\pm7.23)\times10^5$个/mL。5 m 层浮游细菌丰度在调查区域西部和东南部较高,北部较低,最高值和最低值分别为 5.48×10^4个/mL 和 9.89×10^5个/mL,25 m 和 75 m 水层浮游细菌分布与 5 m 水层相似,浮游细菌丰度均在 S12 站位达到最高,分别为 9.96×10^5个/mL 和 1.09×10^6个/mL。150 m 和 200 m 水层浮游细菌丰度分别介于 1.72×10^4—3.93×10^5个/mL 和 1.29×10^4—1.55×10^5个/mL 之间,200 m 水层各站位浮游细菌丰度差别较小。

调查海域 5、25、75、150 m 和 200 m 水层浮游细菌丰度平均值分别为 2.83、2.59、2.53、1.45×10^5个/mL 和 0.76×10^5个/mL,200m 水层浮游细菌丰度,25 m 和 75 m 水层浮游细菌丰度较为接近,随着水深增加,浮游细菌丰度呈现下降的趋势。独立样本的均值 t 检验结果显示(表 1),5 m 层与 150 m 层浮游细菌丰度差异显著($P<0.05$),而与 25 m 和 75 m 层差异不显著($P<0.05$);200 m 层浮游细菌丰度与各采样水层均存在极显著差异($P<0.01$)。

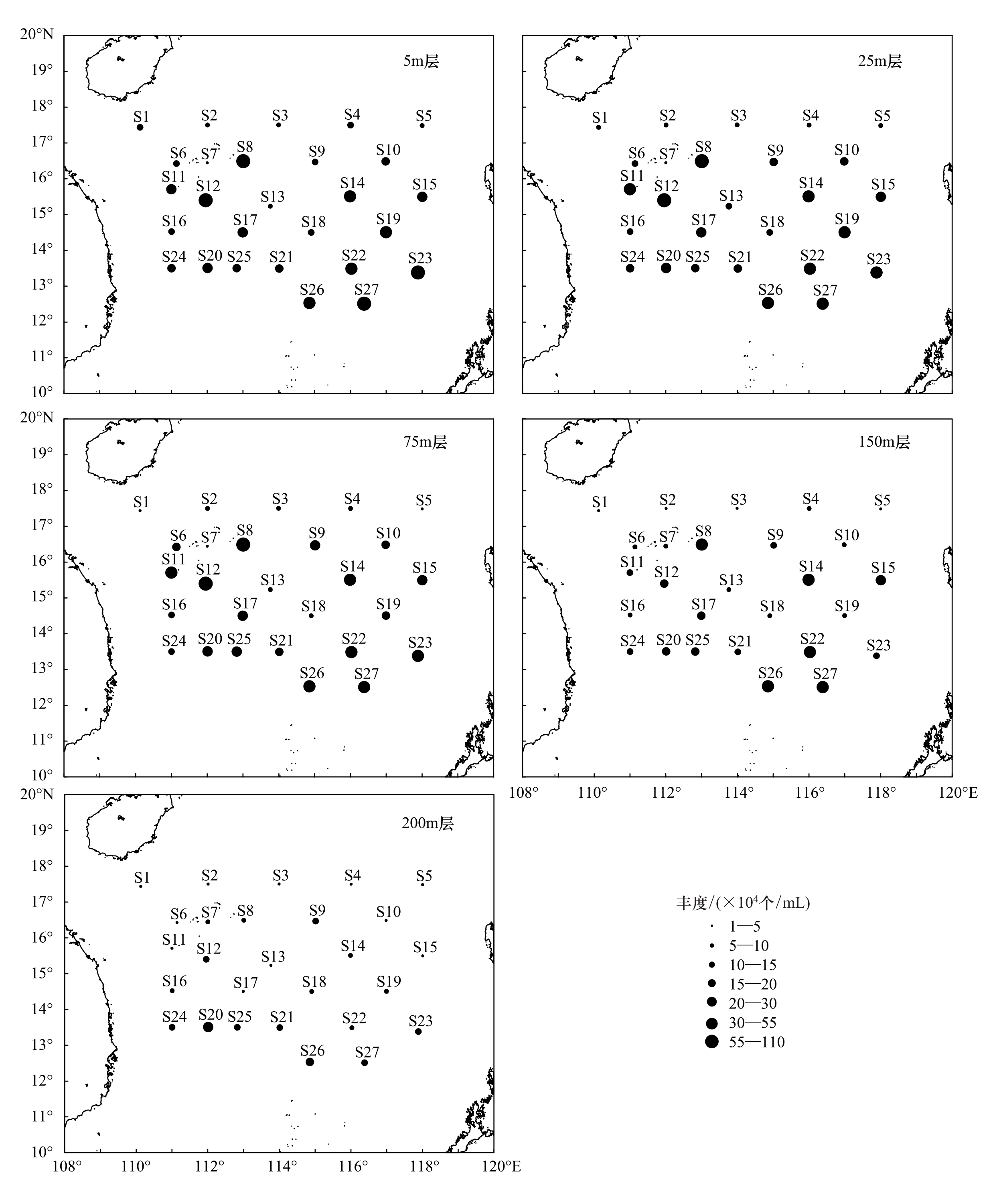


图 2 2014 年春季南海北部浮游细菌丰度

Fig.2 Bacterioplankton abundance in the north of South China Sea in the spring of 2014

2.2 浮游病毒的水平和垂直分布

本次调查海域浮游病毒丰度介于 4.69×10^5—5.39×10^7个/mL 之间,平均值为(4.86 ± 7.23)$\times10^6$个/mL,最低值和最高值分别出现在 S5 站位的 200 m 层和 S12 站位的 5 m 层。5 m 层浮游病毒丰度在调查范围的中西沙海域出现高值区,其中 S12 和 S23 站位浮游病毒丰度分别达到 5.39×10^7个/mL 和 2.74×10^7个/mL,而在调查海域的西部浮游病毒丰度较低,其中 S1 和 S24 站位丰度仅为 1.07×10^6个/mL 和 1.21×10^6个/mL,25 m 和 75 m 层浮游病毒分布趋势与 5 m 层相似。150 m 水层浮游病毒丰度在调查区域东南部呈现高值区,其中最高

值和最低值分别出现在 S23 和 S3 站位,分别为 3.64×10^6 个/mL 和 5.76×10^5 个/mL。200 m 水层各站位浮游病毒丰度差异较小,在 S27 站位丰度最高,为 3.51×10^6 个/mL(图 3)。

表 1　2014 年春季南海浮游细菌丰度各水层间样本均值 t 检验

Table 1　The t test of bacterioplankton abundance among different water layers of the South China Sea in the spring of 2014

水深 Depth/m	5(n=27)	25(n=27)	75(n=27)	150(n=27)	200(n=27)
5	—				
25	0.712	—			
75	0.650	0.916	—		
150	0.011 *	0.017 *	0.033 *	—	
200	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.006 **	—

* 显著性差异(P<0.05), ** 极显著性差异(P<0.01)

调查区域 5、25、75、150 m 和 200 m 水层浮游病毒丰度平均值分别为 8.22、7.12、5.02、2.49×10^6 个/mL 和 1.46×10^6 个/mL。随着水深的增加,浮游病毒丰度呈现下降趋势。独立样本的均值 t 检验发现(表 1),浮游病毒垂直分布与浮游细菌相似,75 m 以上水层直接浮游病毒丰度差异不明显(P<0.05);150 m 层浮游病毒丰度与其他水层均差异显著,200 m 层与各采样水层均存在极显著差异(P<0.01)。

表 2　2014 年春季南海浮游病毒丰度各水层间样本均值 t 检验

Table 2　The t test of virioplankton abundance among different water layers of the South China Sea in the spring of 2014

水深 Depth/m	5(n=27)	25(n=27)	75(n=27)	150(n=27)	200(n=27)
5	—				
25	0.695	—			
75	0.180	0.288	—		
150	0.012 *	0.012 *	0.008 **	—	
200	0.003 **	0.002 **	0.000 **	0.004 **	—

* 显著性差异(P<0.05), ** 极显著性差异(P<0.01)

2.3　浮游细菌和病毒丰度与环境因子的相关性

图 4 所示为不同水层病毒和细菌丰度比值(virus to bacteria ratio, VBR)。由图中可知,调查海域各站位 VBR 值介于 4.80—264.63 之间,平均 32.23。VBR 最小值位于 S11 站位 25 m 层,而最大值则位于 S7 站位 75 m 层,最大值是最小值的 55.13 倍。由垂直分布看,5、25、75、150 m 和 200 m 水层 VBR 平均值分别为 32.65、30.10、39.10、25.56 和 33.74,其中 75 m 层各站位 VBR 值相差较大。本次调查区域的大部分站位 VBR 值介于 10—90 之间,其中 VBR 值小于 100 的站位占到调查站位总数的 95.56%。

表 3　浮游细菌和病毒与环境因子的相关性分析

Table 3　Correlation between environmental factors, bacterioplankton and virioplankton

环境因子(n=135) Environmental factors	浮游病毒丰度(n=135) Virioplankton abundance	浮游细菌丰度(n=135) Bacterioplankton abundance	环境因子(n=135) Environmental factors	浮游病毒丰度(n=135) Virioplankton abundance	浮游细菌丰度(n=135) Bacterioplankton abundance
水温 Temperature	0.420 **	0.465 **	水深 Depth	−0.357 **	−0.384 **
盐度 Salinity	−0.386 **	−0.428 **	pH Potential of hydrogen	0.267 **	0.336 **
溶解氧 Dissolve oxygen	0.308 **	0.215 *	叶绿素 Chlorophyll a	0.022	−0.144
活性磷酸盐 Phosphate	−0.335 **	−0.366 **	硅酸盐 Silicate	−0.272 **	−0.259 **
亚硝酸盐 Nitrite	−0.036	0.064	硝酸盐 Nitrate	−0.336 **	−0.351 **
铵盐 Ammonium	−0.122	−0.057	总氮 Total nitrogen	−0.342 **	−0.350 **

** P<0.01 水平下非常显著相关; * P<0.05 水平下显著相关;其他均为 P>0.05,相关性不明显

表 3 所示为浮游细菌和病毒丰度与环境因子相关性分析结果。由表中可知,浮游细菌和病毒丰度的分布受到多种环境因子的影响。其中,浮游病毒与温度、pH 和溶解氧呈正相关,与水深、盐度、磷酸盐、硅酸盐、硝酸盐和总氮等营养盐呈显著负相关关系(P<0.01),而与叶绿素 a、亚硝酸盐和铵盐的相关性不明显(P>0.05)。

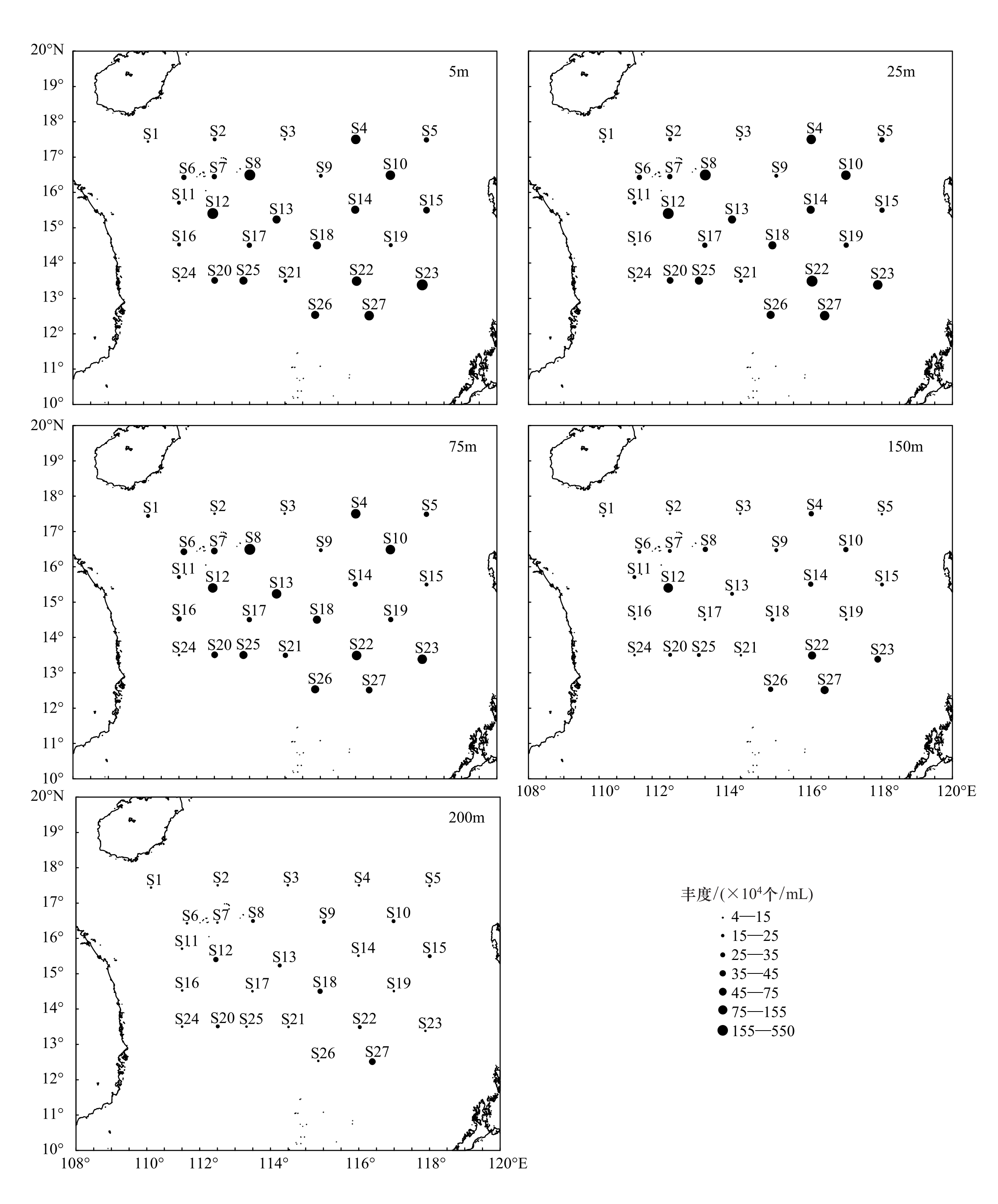


图 3 2014 年春季南海浮游病毒丰度水平分布

Fig.3 Horizontal distribution of virioplankton abundance in South China Sea in spring of 2014

3 讨论

3.1 浮游细菌和病毒分布

南海是西太平洋的边缘海,临近西太平洋暖池区,是我国面积最大的海域[11],研究南海浮游细菌和病毒的生态分布对了解其在南海海域的生态功能具有重要意义。本研究结果显示,调查海域浮游细菌丰度介于

1.28×10^4—9.96×10^5个/mL,与以往在南海西北部[8]、加拿大海盆海域[17]的调查数据接近,低于南海北部近岸[8]、珠江口[18]、大亚湾[19]和三亚湾海域[20]。南海属于贫营养海区,其浮游细菌丰度较之高营养水平海区要低[21]。本次调查结果显示,调查区域表层浮游细菌数量低于同季节高纬度海区和河口、海湾等近岸海域,这一分布特征在以往的研究中也屡次被证实[20,22]。就本调查区域而言,同一水层浮游细菌丰度的水平分布并未呈现明显的规律。

海洋水环境中浮游病毒的含量通常在10^5—10^8个/mL,高生产力和营养状况较高的海区通常也具有较高的浮游病毒丰度[23]。本次调查结果显示,南海北部海域不同站位浮游病毒丰度差异较大,介于4.69×10^5—5.39×10^7个/mL之间。这一结果与以往在北冰洋[24]和中国北黄海[25]的调查结果接近,略高于西地中海[26]的调查结果。不同文献报道浮游病毒数量差别较大的原因主要有以下两个方面。其一,调查海区环境理化因子和营养状况的差异,是造成不同海区浮游病毒丰度差异较大的主要原因[27]。其二,计数方法的和染料的不同也可能造成浮游病毒计数结果的差异。研究表明,采用流式细胞仪的计数方法,获得的病毒数量要比采用荧光显微镜的方法高出10%—30%[28]。同时,应用SYBR Green I染色的方法获得的病毒数量与透射电镜计数方法获得的数量相近[23],也高于传统的DAPI染色后荧光显微镜计数的方法[26]。当运用流式细胞仪对远洋水体[16]或浮游病毒丰度较低的水体(<10^8个/mL)[29]进行计数时,SYBR Green I的精度较高。不同航次采用的调查方法不可能完全一致,可能导致浮游病毒丰度的计数结果存在一定的差异。

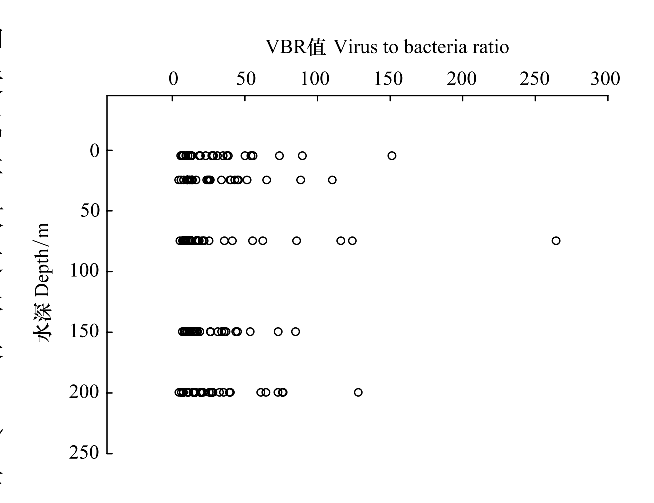


图4　不同水层VBR值

Fig.4　Virus to bacteria ratio at water column

有关海洋浮游细菌和病毒的垂直分布研究较多。海水水深的增加,海水理化因子的变化可能引起浮游细菌和病毒数量上的改变。本次调查发现,浮游细菌和病毒丰度均值随着水深的增加基本呈现下降的趋势。表层浮游细菌丰度较高可能得益于光照刺激细菌生长,或表层浮游植物的生长释放了较多了颗粒有机物,有助于细菌的繁殖[30]。然而,在以往的研究中,底层浮游细菌丰度高于表层的现象也有发现[31]。Peierls等[32]研究发现,底层水较高的盐度、缺氧的环境状况和衰亡藻类细胞的存在,可能是造成底层细菌生产力高于表层的原因。这一现象,在本次调查部分站位中也有发现(图5)。随着这些站位取样深度的增加,浮游细菌丰度呈现先升高后下降的趋势,在200 m水深处浮游细菌丰度最低,这一现象与之前南海[8,21]和其他海域的调查结果一致[30,33]。

水体深度对浮游病毒丰度的影响主要体现在深海。在深海海域,浮游病毒的丰度的最高值往往出现在15—150 m的水深[23],且其丰度在真光层以下快速下降。南海中西沙海域真光层水深普遍介于表层到100 m或110 m之间[34]。本研究即发现部分站位浮游病毒丰度随深度变化受到真光层的影响(图5),浮游病毒丰度在75 m层高于表层和25 m层,而之后在150 m和200 m水层则显著下降。与此同时,紫外线的照射可以导致海洋噬菌体衰亡速率的上升,也可能是导致表层水体的病毒数量低于下层水体的原因之一[28,35]。

3.2　浮游细菌和病毒与环境因子相关性

在海洋环境中,浮游细菌的丰度和生物量主要受到上行控制和下行控制效应两种机制的影响。其中,原生动物的摄食和病毒的裂解作用属于下行控制,而水体中营养盐含量和浮游植物的分解则属于上行控制[36-37]。温度是影响海洋细菌生长的重要因素。研究表明,随着水温升高,海洋浮游细菌生长显著增加[38-39]。在水温低于20℃的水域,温度是浮游细菌生长的主要调节因子[31]。本次调查区域虽表层水温均在20℃以上,但随着取样深度的增加,水温逐渐下降,150 m和200 m水层各站位水温均显著下降,较之表层水温普遍降低8—12℃,此时温度通过影响浮游细菌的生长速率而成为浮游细菌和病毒分布的限制因子[30],这

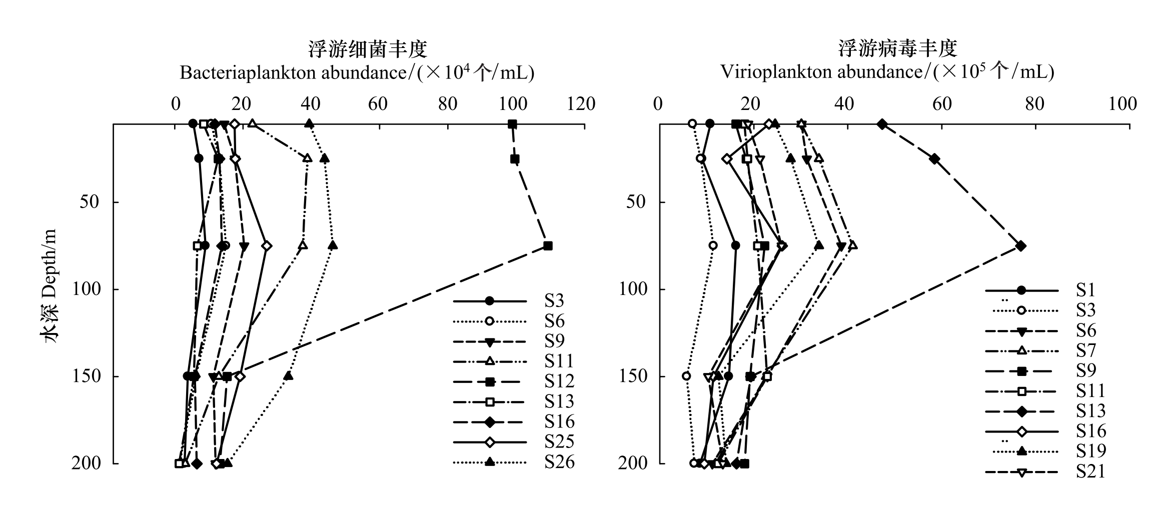


图 5 调查区域部分站位浮游细菌和病毒丰度垂直分布

Fig.5 Vertical distribution of bacterioplankton and virioplankton abundances in part of the stations

一现象在以往的研究中也有发现[40]。He 等[17]发现浮游细菌丰度与水温相关性不明显,认为溶解有机物(DOM)和浮游植物生物量是控制加拿大海盆海域细菌生长的主要因素。与此同时,与温带水域相比,热带海洋全年水温较高,日照较长,因此相比温度而言,营养盐可能成为限制热带海洋浮游细菌生长的主要因素[41]。

浮游细菌可以有效的吸收各种有机和无机营养物质,它对无机盐的吸收利用在营养盐的循环中起着非常重要的作用[42],海水中营养盐浓度的变化,会直接或间接的影响海洋浮游细菌和病毒的丰度。调查显示,春夏季西北地中海浮游细菌生物量受到明显的磷限制,同时受到溶解有机磷和有机碳的影响[43]。针对法国夏朗特河口区域的研究表明,浮游病毒和细菌与磷酸盐呈现显著的正相关关系[44]。较之高营养海区,贫营养海区微食物网在营养物质流动过程中发挥的作用更为明显[45]。有研究表明,南海南部海域异养细菌生长主要同时受到氮、磷和溶解有机碳的共同影响[46]。本研究结果显示,南海北部浮游细菌和病毒丰度与活性磷酸盐、硅酸盐和硝酸盐等营养盐含量及海水盐度呈显著的负相关关系,这主要是因为一方面,在 200 m 水深以内,随着深度的增加,南海海域营养盐整体呈现浓度增加的趋势[47-48],而颗粒有机碳含量则呈现逐渐下降的趋势[49]。另一方面,由于盐度的升高和光照强度的下降等其他因素的影响抑制了海洋浮游细菌的生长[50],反而导致细菌丰度下降,使得随着水深和营养盐含量的增加,浮游细菌和病毒的数量并没有升高。上述现象在其他海区也有发现[23,51],可能是由于浮游植物的生长消耗营养盐的同时释放了溶解有机碳供浮游细菌的生长和繁殖,因此浮游细菌和病毒的数量可能更多受到颗粒有机碳和溶解有机碳的影响[52],但在南海中北部海域是否存在相关的影响机制需要更深入的研究。

浮游细菌和病毒的丰度与水深均呈现显著的负相关关系,随着水深度增加,盐度梯度的变化可能造成水体温度、营养盐、浮游植物等含量的变化,进而影响着浮游细菌和病毒的分布。本研究发现南海北部海域浮游细菌和病毒与叶绿素 a 没有显著的相关性,类似的结果在以往南海海域和其他一些海域的研究中也有发现[17,26]。He 等[22]在分析南海北部浮游病毒丰度时发现,病毒数量与细菌数量的相关性远远大于叶绿素 a 浓度,认为在贫营养的南海,细菌是海洋病毒主要的寄主。类似结果在淡水水体的研究中也有发现[53],本研究的结果也进一步证实了上述结论。

3.3 浮游细菌和病毒之间的相互关系

浮游病毒是海洋微生物组成、营养动力学的重要决定因素和细菌死亡的主要推动者[54],病毒裂解导致的海洋细菌死亡可能占到细菌死亡总数的 10%—20%[26],在表层水体中这一比例甚至可以达到 50%[55]。本研究表明浮游细菌和浮游病毒丰度呈显著正相关关系($r=0.755$,$P<0.01$, $n=135$)(图 6),这一现象在包括河口[44]、半咸水环境[56]和其他海区中也有发现[57-58]。说明在贫营养海区中,浮游细菌是浮游病毒的主要宿主而影响着浮游病毒的丰度[26]。

VBR 值通常用于指示海洋浮游细菌和病毒之间的关系,VBR 值的高低可以指示不同环境中海洋噬菌体对细菌的感染几率,高 VBR 值可能预示着较高的病毒感染。海洋环境中 VBR 值大多介于 5—83 之间,VBR 较低则表明病毒较低的感染率、单个细菌宿主中病毒颗粒较少或病毒具有较高的衰亡速率[57]。Collins 等[24]发现波弗特海水 VBR 值最高可以达到 340,海冰中这一值更是高达 846。Personnic 等[59]认为 VBR 值较高可能与流式细胞仪的计数方法有关系,以往采用的荧光显微镜计数方法可能低估了 VBR 的参数。本研究结果与上述结果基本相符,本次调查 VBR 值大多介于 10—40 之间,占到总数的 57.04%,但也有较高 VBR 值(>100)的出现,占到总数的 4.44%。本研究不同取样点之间 VBR 值差别较大,可以相差 55 倍,类似的结果在其他的研究中也曾被报道[25,60],说明在本调查区域中细菌和病毒的生长速率差异较大。

南海中北部海域 VBR 与浮游细菌丰度呈现显著的负相关关系($r=-0.245$, $P<0.01$, $n=135$)(图 7),而与浮游病毒的相关性不明显($r=0.153$, $P>0.05$, $n=135$)。本研究发现,200 m 水层 VBR 值较之表层水要高,说明相对表层水而言,底层水浮游病毒对细菌丰度的影响更大,以往的研究结果也证实了这一结论[61]。细菌病毒之间的相关性和 VBR 值的变化表明在中国南海北海域,病毒可能主要以噬菌体的形式存在[25]。

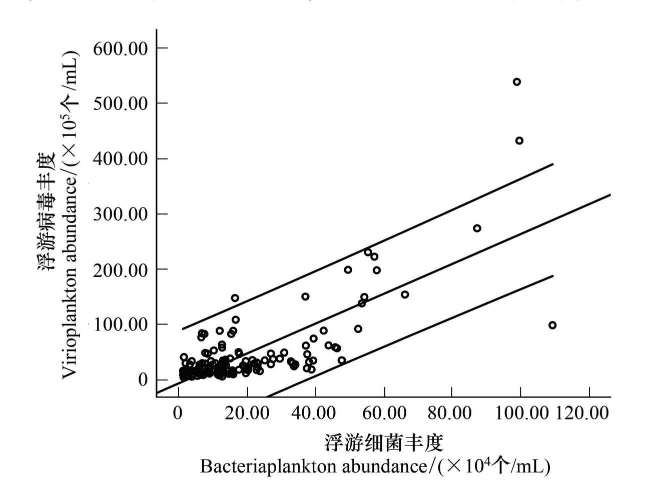


图 6 浮游细菌和病毒相关性

Fig.6 Correlation between bacterioplankton and virioplankton

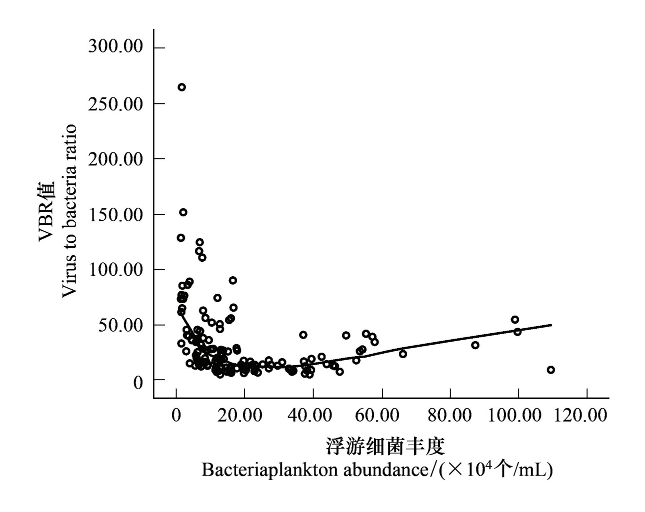


图 7 VBR 值与浮游细菌丰度相关性

Fig.7 Correlation between VBR and bacterioplankton

4 结论

南海中西沙海域浮游细菌和病毒丰度同时受到海水温度、溶解氧、盐度和营养盐的共同影响,浮游细菌作为浮游病毒主要的宿主,影响着该海区浮游病毒丰度的变化。该区域海洋浮游病毒可能主要是以噬菌体的形态存在,且细菌和病毒的生长速率存在较大差异。

参考文献(References):

[1] Azam F, Fenchel T, Field J G, Gray J S, Meyer-Reil L A, Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea. Marine Ecology Progress Series, 1983, 10: 257-263.

[2] Suttle C A. Marine viruses--major players in the global ecosystem. Nature Reviews Microbiology, 2007, 5(10): 801-812.

[3] Fenchel T. The microbial loop-25 years later. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2008, 366(1/2): 99-103.

[4] Azam F, Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems. Nature Reviews Microbiology, 2007, 5(10): 782-791.

[5] 李洪波, 杨青, 周峰. 海洋微食物环研究新进展. 海洋环境科学, 2012, 31(6): 927-932.

[6] Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A, Benner R, Kattner G, Wilhelm S W, Kirchman D L, Weinbauer M G, Luo T W, Chen F, Azam F. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. Nature Reviews Microbiology, 2010, 8(8): 593-599.

[7] 卢龙飞, 汪岷, 梁彦韬, 王芳, 杨琳, 王健, 孙辉, 汪俭. 东海、黄海浮游病毒及异养细菌的分布研究. 海洋与湖沼, 2013, 44(5): 1339-1346.

[8] Yuan X C, He L, Yin K D, Pan G, Harrison P J. Bacterial distribution and nutrient limitation in relation to different water masses in the coastal

and northwestern South China Sea in late summer. Continental Shelf Research, 2011, 31(11): 1214-1223.
[9] 李涛, 王鹏, 汪品先. 南海西沙海槽表层沉积物微生物多样性. 生态学报, 2008, 28(3): 1166-1173.
[10] Chen B Z, Liu H B, Wang Z L. Trophic interactions within the microbial food web in the South China Sea revealed by size-fractionation method. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2009, 368(1): 59-66.
[11] 白洁, 刘小沙, 侯瑞, 赵阳国, 高会旺. 南海南部海域浮游细菌群落特征及影响因素研究. 中国环境科学, 2014, 34(11): 2950-2957.
[12] 孙慧敏, 戴世鲲, 王广华, 谢练武, 李翔. 南海北部巴士海峡深海沉积物中细菌多样性分析. 热带海洋学报, 2010, 29(3): 41-56.
[13] 王生福, 宋星宇, 黄良民, 谭烨辉, 柯志新. 南海北部夏季浮游细菌生长效率初步研究. 热带海洋学报, 2013, 32(6): 73-79.
[14] 刘华雪, 柯常亮, 李纯厚, 廖秀丽, 黄洪辉. 南海南部悬浮颗粒物脂肪酸组成. 生态学报, 2014, 34(10): 2599-2607.
[15] Marie D, Brussaard C P D, Thyrhaug R, Bratbak G, Vaulot D. Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by flow cytometry. Applied and Environmental Microbiology, 1999, 65(1): 45-52.
[16] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.4-2007 海洋调查规范 第4部分: 海水化学要素调查. 北京: 中国标准出版社, 2008.
[17] He J F, Zhang F, Lin L, Ma Y X, Chen J F. Bacterioplankton and picophytoplankton abundance, biomass, and distribution in the Western Canada Basin during summer 2008. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2012, 81-84: 36-55.
[18] Zhou W H, Long A M, Jiang T, Chen S Y, Huang L M, Huang H, Cai C H, Yan Y. Bacterioplankton dynamics along the gradient from highly eutrophic Pearl River Estuary to oligotrophic northern South China Sea in wet season: implication for anthropogenic inputs. Marine Pollution Bulletin, 2011, 62(4): 726-733.
[19] Ni Z X, Huang X P, Zhang X. Picoplankton and virioplankton abundance and community structure in Pearl River Estuary and Daya Bay, South China. Journal of Environmental Sciences, 2015, 32: 146-154.
[20] Zhou W H, Li Tao, Cai C H, Huang L M, Wang H K, Xu J R, Dong J D, Zhang S. Spatial and temporal dynamics of phytoplankton and bacterioplankton biomass in Sanya Bay, northern South China Sea. Journal of Environmental Sciences, 2009, 21(5): 595-603.
[21] 何蕾, 殷克东, 林志芬, 田甜, 袁翔城. 黄海春季海洋病毒的空间分布特征. 海洋科学, 2011, 35(2): 10-16.
[22] He L, Yin K D, Yuan X C, Li D M, Zhang D R, Harrison P J. Spatial distribution of viruses, bacteria and chlorophyll in the northern South China Sea. Aquatic Microbial Ecology, 2009, 54(2):153-162.
[23] Wommack K E, Colwell R R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2000, 64(1): 69-114.
[24] Collins R E, Deming J W. Abundant dissolved genetic material in Arctic sea ice Part II: viral dynamics during autumn freeze-up. Polar Biology, 2011, 34(12): 1831-1841.
[25] Bai X G, Wang M, Liang Y T, Zhang Z F, Wang F, Jiang X J. Distribution of microbial populations and their relationship with environmental variables in the North Yellow Sea, China. Journal of Ocean University of China, 2012, 11(1): 75-85.
[26] Alonso M C, Jimenez-Gomez F, Rodriguez J, Borrego J J. Distribution of virus-like particles in an oligotrophic marine environment (Alboran Sea, Western Mediterranean). Microbial Ecology, 2001, 42(3): 407-515.
[27] Boehme J, Frischer M E, Jiang S C, Kellogg C A, Pichard S, Rose J B, Steinway C, Paul J H. Viruses, bacterioplankton, and phytoplankton in the southeastern Gulf of Mexico: distribution and contribution to oceanic DNA pools. Marine Ecology Progress Series, 1993, 97: 1-10.
[28] Magiopoulos I, Pitta P. Viruses in a deep oligotrophic sea: seasonal distribution of marine viruses in the epi-, meso-and bathypelagic waters of the Eastern Mediterranean Sea. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2012, 66: 1-10.
[29] Bettarel Y, Sime-Ngando T, Amblard C, Laveran H. A comparison of methods for counting viruses in aquatic systems. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(6): 2283-2289.
[30] Chen B Z, Liu H B, Huang B Q. Environmental controlling mechanisms on bacterial abundance in the South China Sea inferred from generalized additive models (GAMs). Journal of Sea Research, 2012, 72: 69-76.
[31] Shish F K, Ducklow H W. Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay. Limnology and Oceanography, 1994, 39(6): 1243-1258.
[32] Peierls B L, Paerl H W. Longitudinal and depth variation of bacterioplankton productivity and related factors in a temperate estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2011, 95(1): 207-215.
[33] Dumont I, Schoemann V, Jacquet S H M, Masson F, Becquevort S. Bacterial abundance and production in epipelagic and mesopelagic waters in the Subantarctic and Polar Front zones south of Tasmania. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2011, 58(21-22): 2212-2221.
[34] Shang S L, Lee Z P, Wei G M. Characterization of MODIS-derived euphotic zone depth: results for the China Sea. Remote Sensing of Environment, 2011, 115(1): 180-186.
[35] Weinbauer M G. Ecology of prokaryotic viruses. FEMS Microbiology Reviews, 2004, 28(2): 127-181.
[36] Tanaka T, Rassoulzadegan F. Vertical and seasonal variations of bacterial abundance and production in the mesopelagic layer of the NW Mediterranean Sea: bottom-up and top-down controls. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2004, 51(4): 531-544.
[37] Kobari T, Fujii T, Kobari Y, Habano A. Seasonal variations in abundance, growth and mortality of heterotrophic bacteria in Kagoshima Bay. Journal of Oceanography, 2010, 66(6): 845-853.
[38] Mazuecos I P, Arístegui J, Vázquez-Domínguez E, Ortega-Retuerta E, Gasol J M, Reche I. Temperature control of microbial respiration and growth efficiency in the mesopelagic zone of the South Atlantic and Indian Oceans. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2015, 95: 131-138.
[39] Kritzberg E S, Arrieta J M, Duarte C M. Temperature and phosphorus regulating carbon flux through bacteria in a coastal marine system. Aquatic Microbial Ecology, 2010, 58(2): 141-151.

[40] 李洪波, 肖天, 丁涛, 吕瑞华. 浮游细菌在黄海冷水团中的分布. 生态学报, 2006, 26(4): 1012-1020.
[41] Carlsson P, Granéli E, Granéli W, Rodriguez E G, Carvalho W F, Brutemark A, Lindehoff E. Bacterial and phytoplankton nutrient limitation in tropical marine waters, and a coastal lake in Brazil. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2012, 418-519: 37-55.
[42] 姜发军, 胡章立, 胡超群. 大鹏湾浮游细菌时空分布与环境因子的关系. 热带海洋学报, 2011, 30(1): 96-100.
[43] Pinhassi J, Gómez-Consarnau L, Alonso-Sáez L, Sala M M, Vidal M, Pedrós-Alió C, Gasol M J. Seasonal changes in bacterioplankton nutrient limitation and their effects on bacterial community composition in the NW Mediterranean Sea. Aquatic Microbial Ecology, 2006, 44(3): 241-252.
[44] Auguet J C, Montanié H, Delmas D, Hartmann H J, Huet V. Dynamic of virioplankton abundance and its environmental control in the Charente Estuary (France). Microbial Ecology, 2005, 50(3): 337-349.
[45] Šolić M, Krstulović N, Kušpilić G, Gladan Ž N, Bojanić N, Šestanović S, Šantić D, Ordulj M. Changes in microbial food web structure in response to changed environmental trophic status: a case study of the Vranjic Basin (Adriatic Sea). Marine Environmental Research, 2010, 70(2): 239-249.
[46] 侯瑞, 白洁, 刘小沙, 高会旺, 赵阳国. 南海南部海域异养浮游细菌生长对外源营养物的响应. 中国海洋大学学报, 2015, 45(10): 103-108.
[47] Ma W T, Chai F, Xiu P, Xue H J, Tian J. Modeling the long-term variability of phytoplankton functional groups and primary productivity in the South China Sea. Journal of Oceanography, 2013, 69(5): 527-544.
[48] Wong G T F, Pan X J, Li K Y, Shiah F, Ho T Y, Guo X H. Hydrography and nutrient dynamics in the Northern South China Sea Shelf-sea (NoSoCS). Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2015, 117: 23-50.
[49] Ma W T, Chai F, Xiu P, Xue H J, Tian J. Simulation of export production and biological pump structure in the South China Sea. Geo-Marine Letters, 2014, 34(6): 541-554.
[50] Zhang Y, Jiao N Z, Cottrell M T, Kirchman D L. Contribution of major bacterial groups to bacterial biomass production along a salinity gradient in the South China Sea. Aquatic Microbial Ecology, 2006, 43(3): 233-241.
[51] Parvathi A, Jasna V, Jina S, Jayalakshmy K V, Lallu K R, Madhu N V, Muraleedharan K R, Kumar K R N, Balachandran K K. Effects of hydrography on the distribution of bacteria and virus in Cochin estuary, India. Ecological Research, 2015, 30(1): 85-92.
[52] 高源, 何剑锋, 陈敏, 林凌, 张芳. 北冰洋楚科奇海浮游细菌丰度和生产力及其分布特征. 海洋学报, 2015, 37(8): 96-104.
[53] 孙小磊, 赵以军, 刘妮, 邓敬轩, 程凯. 淡水湿地浮游病毒的空间分布. 生态学报, 2009, 29(2): 1048-1054.
[54] Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. Nature, 1999, 399(6736): 541-548.
[55] Zhang Y Y, Huang C X, Yang J, Jiao N Z. Interactions between marine microorganisms and their phages. Chinese Science Bulletin, 2011, 56(17): 1770-1777.
[56] Vanucci S, Bruni V, Pulicanò G. Spatial and temporal distribution of virioplankton and bacterioplankton in a brackish environment (Lake of Ganzirri, Italy). Hydrobiologia, 2005, 539(1): 83-92.
[57] Weinbauer M G, Fuks D, Peduzzi P. Distribution of viruses and dissolved DNA along a coastal trophic gradient in the Northern Adriatic Sea. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(12): 4074-5082.
[58] Alongi D M, Patten N L, McKinnon D, Köstner N, Bourne D G, Brinkman R. Phytoplankton, bacterioplankton and virioplankton structure and function across the southern Great Barrier Reef shelf. Journal of Marine Systems, 2015, 142: 25-39.
[59] Personnic S, Domaizon I, Dorigo U, Berdjeb L, Jacquet S. Seasonal and spatial variability of virio-, bacterio-, and picophytoplanktonic abundances in three Peri-Alpine Lakes. Hydrobiologia, 2009, 627(1): 99-116.
[60] Almeida M A, Cunha M A, Alcântara F. Loss of estuarine bacteria by viral infection and predation in microcosm conditions. Microbial Ecology, 2001, 42(4): 562-571.
[61] Colombet J, Charpin M, Robin A, Portelli C, Amblard C, Cauchie H M, Sime-Ngando T. Seasonal depth-related gradients in virioplankton: standing stock and relationships with microbial communities in Lake Pavin (France). Microbial Ecology, 2009, 58(4): 728-736.